© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Populationsgenetik und Mikropaläontologie – Möglichkeiten zur Überprüfung unterschiedlicher Modelle der Artbildung

J. Hohenegger

Abstract: **Population genetics and micropaleontology – Possibilities for testing different speciation models**. Investigations on frequency distributions of microfossils in samples, which are taken from a thin horizon in a continuous series of geological outcrops or drill-cores showing undisturbed sedimentation and constant sedimentation rates, allow the equalisation of so-called 'fossil populations' with populations consisting of one or a few generations. Therefore, methods of 'quantitative genetics' can be used on 'fossil populations' to evaluate the evolutionary mechanisms 'selection', 'migration' and 'genetic drift' acting over longer time periods (thousands to millions of years) wherein trans-specific evolution and speciation takes place. Sampling along the section or core in numerous, equally-spaced intervals allows the proof of different speciation models, like 'phyletic gradualism', 'punctuated equlibrium', 'punctuated gradualism', and 'reticulate speciation'. The population genetic interpretation of lineages in fossil (marine) microorganisms shows that the structure of populations, their size, and subdivision into subpopulations in combination with migration determines the proportion of the above models causing speciation. It can be shown, that the models of speciation are not preclusive and transitions between all are possible depending on the environmental conditions subdividing the distribution area of the species.

Key words: Quantitative genetics, microfossils, trans-specific evolution.

Einleitung

Seit Einführung der Synthetischen Evolutionstheorie (Dobzhansky 1937, Huxley 1940, Jepsen et al. 1949), initiiert durch den Neodarwinismus (Fisher 1930, Haldane 1932, Wright 1932), wurden Modelle der Artbildung aufgestellt, die entweder eine Fortsetzung und Erweiterung der synthetischen Evolutionstheorie brachten (Mayr 1942, Simpson 1944), oder andere Mechanismen voraussetzten (Goldschmidt 1933, 1940), welche die plötzlich auftretenden, tiefgreifenden Veränderungen an Morphotypen zu erklären versuchten (Typostrophentheorie, Schindewolf 1950; Makroevolution, Stanley 1979). Belege für die unterschiedlichen Artbildungsmodelle konnten und können allein aus der Paläontologie kommen, da sich die postulierten Zeiträume für Evolutionsmechanismen auf Artenebene grundsätzlich in geologischen und nur spärlich in historischen Dimensionen (z. B. bei Darwin-Finken) bewegen.

Die Wirkung von Evolutionsfaktoren ist nur an Populationen zu erkennen, wobei diese in der Generationen-Folge in den Phänotypen in eine Richtung tendieren. Eine Generationen-Folge von Populationen lässt sich aber in geologischen Zeiträumen nur bei Mikrofossilien erfassen, die in marinen Sedimenten bei konstanten oder graduell sich ändernden Umweltbedingungen stets in großer Zahl vorhanden sind. Aber hier werden keine echten Populationen erfasst, sondern eine sogenannte „Fossilpopulation" resultiert aus einer Summe von Populationen in einer Generationenfolge. Sie stellt somit eine zeitlich gemittelte (time-averaged) Population dar. Trotzdem erlaubt die lückenlose Abfolge in marinen Sedimenten mit konstanten Sedimentationsraten die Feststellung evolutiver Trends in solchen Fossilpopulationen und ermöglicht die Überprüfung der unterschiedlichen Verläufe in der Artbildung, wie sie von den jeweiligen Modellen gefordert werden.

Untersuchungen sogenannter phylogenetischer Reihen wurden zu Beginn der 50er Jahre des vorigen Jahrhunderts an Foraminiferen aus Erdölbohrungen in der nordwestdeutschen Unterkreide durchgeführt. Graduelle Änderungen an einfachen morphometrischen Merkmalen, wie dem Nahtwinkel bei der benthonischen Foraminifere *Vaginulina procera* (Albers 1952) oder an Morphotypen-Varianten wie bei *Globorotalites bartensteini* (Bettenstaedt 1952), wurden mit dem alleinigen Wirken der Selektion gedeutet. Den wichtigsten Beleg für die Artenstehung erbrachte Grabert (1959) bei der Untersuchung der Gattungen *Gaudryina*

Denisia **20**, zugleich Kataloge der oberösterreichischen Landesmuseen Neue Serie **66** (2007): 59–74

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

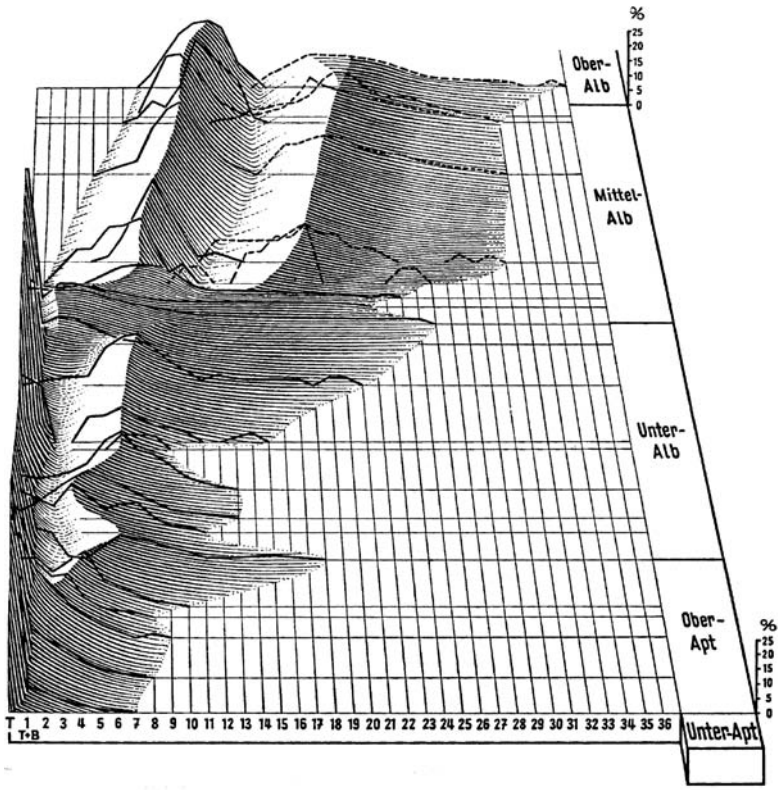

Abb. 1: Raumbild der Variationskurven von *Gaudryina* und *Spiroplectinata* aus der Älteren Kreide basierend auf dem Anteil an biserialen Kammern. Aus einer *Gaudryina*-Stammlinie (rein triserial) zweigte im Jüngeren Apt eine *Spiroplectinata* Art (*Sp. lata*) ab, während sich am Ende des Älteren Alb aus der *Gaudryina*-Stammline drei *Spiroplectinata* Arten entwickelten, wobei die Mutterart, *Gaudryina dividens*, erlosch (aus GRABERT 1959).

und *Spiroplectinata* aus der jüngeren Unterkreide (Abb. 1). Hier wurde erstmals in aufeinanderfolgenden Fossilpopulationen die Abspaltung von einer bzw. mehrerer Arten aus einem Grundstock (Mutterart) dokumentiert. Diese Arbeit wurde in vielen Werken über Evolution als Beleg für die Artenenstehung angeführt (z. B. LEVINTON 2001).

Das Einbringen konträrer Ideen über die transspezifische Evolution (Makroevolution; STANLEY 1979) basierte auf einem alternativen Modell zur graduellen Artbildung, dem punktuellen Gleichgewicht (ELDREDGE & GOULD 1972). Dieses Modell, das nur für stark strukturierte Verbreitungsgebiete von Arten mit einer Aufgliederung in Subpopulationen gilt, konnte in der Folge mit Hilfe der Mikropaläontologie kaum bestätigt werden. Dies beruht darauf, dass jüngere Untersuchungen von kontinuierlichen phylogenetischen Reihen bei Mikrofossilien an planktonischen Organismen aus Tiefseebohrungen erfolgten, wie sie seit 1968 mit speziellen Bohrschiffen durchgeführt wurden. Bei planktonischen Organismen ist jedoch die Aufgliederung des Verbreitungsgebietes einer Art in Subpopulationen nicht gegeben, so dass sich das Modell des punktuellen Gleichgewichtes anhand von Tiefseebohrungen nicht beweisen lässt.

Im folgenden Artikel soll gezeigt werden, welche Belege für die unterschiedlichen Artbildungs-Modelle durch die Mikropaläontologie geliefert wurden, bzw. wie sich bekannte phylogenetische Linien neu interpretieren lassen.

Populationen und Arten

Die transspezifische Evolution (Makroevolution) versucht die Entstehung von Arten zu erklären, wobei die Definition der Art ein basales Problem innerhalb der Biologie darstellt. Während die Population als sexuelle Fortpflanzungsgemeinschaft gut definiert ist, verbleibt die klare Abgrenzung einer Gruppe von Populationen, deren Vertreter morphologisch einander ähnlich sind oder die einen gemeinsamen Genpool besitzen, worunter man die Austauschbarkeit der Gene zwischen Individuen versteht, zu anderen Populationen bzw. Gruppen von Populationen, die entweder morphologisch unähnlich sind oder zwischen denen die Austauschbarkeit der Gene nicht gewährleistet ist.

Basierend auf diesen Unterschieden wurden zwei Artbegriffe eingeführt und finden derzeit noch Verwendung: Der **morphologische Artbegriff** beruht auf der Einheitlichkeit im Aussehen bzw. im Erscheinungsbild, das durch den sogenannten **Phänotyp** verkörpert wird. Dieser Phänotyp ist keineswegs stabil, sondern zeigt oftmals hohe Variabilität, die durch unterschiedliche Faktoren hervorgerufen wird. Bei diesen Ursachen unterscheidet man nicht-genetisch bedingte Variationen, die beispielsweise mit der Zeit im Zusammenhang stehen (individuelles Alter, Jahrezeiten), auf sozialen Unterschieden basieren (z. B. Insektenkasten), durch die Umwelt bedingt sind oder die traumatisch bewirkt werden (z. B. Parasiten) von den genetisch bedingten Variationen. Sexualdimorphismus ist ein Beispiel für genetisch bedingte Variation; sie kann aber auch Unterschiede in der Reproduktion (asexuell und sexuell) ausdrücken oder jene Variation darstellen, die auf den unterschiedlichen Genotypen basiert (MAYR & ASHLOCK 1991).

Der morphologische Artbegriff definiert somit nicht die Art, sondern zeigt nur Möglichkeiten auf, wie man die genetisch definierte, d.h. auf Vererbung basierende Art anhand der Morphologie erfassen kann. Besonders die letztgenannte Form der phänotypischen Variation ist sehr wichtig für den praktischen Zugang zum zweiten Artbegriff in der Biologie. Dieser sogenannte **biologische Artbegriff** beruht auf der Austauschbarkeit der Gene im Laufe der sexuellen Fortpflanzung. Die Variabilität innerhalb einer biologischen Art drückt sich in einer Vielzahl von **Genotypen** mit unterschiedlichen Allelkombinationen aus. Unter Allelen versteht man die Zustandsformen eines Gens. Die Austauschbarkeit

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

der Gene ist während der sexuellen Fortpflanzung gewährleistet. Zwischen unterschiedlichen biologischen Arten ist diese Austauschbarkeit nicht mehr gegeben, da sie durch Reproduktionsschranken voneinander getrennt sind.

Da jegliches Merkmal, somit auch das Erscheinungsbild eines Organismus, das auf vielen Merkmalen basiert, durch Gene bewirkt wird, muss sich die Variabilität in den Allelkombinationen der Genotypen auch in den morphologischen Merkmalen bzw. im Erscheinungsbild, den Phänotypen, ausdrücken. Die Variabilität der Phänotypen kann diskontinuierlich sein, man spricht dann von Polymorphismus. Er beruht meist auf dem Wirken einzelner oder weniger Gene und ist somit ein guter Zeuge für die Mendel'schen Gesetze der Vererbungslehre. Ist die vollständige Austauschbarkeit der Gene innerhalb des Genpools gewährleistet, d.h. dass die Chancen zur Paarung für alle Individuen der Population gleich sind (man spricht von **Panmixie**), so folgen die Häufigkeiten der Genotypen dem Gesetz von Hardy und Weinberg (siehe HARTL 2000, WEBER 1978). Im Falle von zwei Allelen (*A* und *a*) an einem Genlocus entspricht die Häufigkeit der drei Genotypen *AA*, *aa* (homozygot, da gleiche Allele am selben Genlocus der beiden Chromosomen sitzen) und *Aa* (heterozygot, da unterschiedliche Allele am selben Genlocus der beiden Chromosomen sitzen) den quadrierten Binomialkoeffizienten der Allelfrequenzen *p* und *q*

$$(pA + qa)^2 = p^2AA + 2pqAa + q^2aa \text{ mit } p + q = 1$$

und im Fall von mehreren Allelen A_1, A_2, A_3,…, A_m, (multiple Allelie) den quadrierten Multinomialkoeffizienten der Allelfrequenzen p_1, p_2, p_3,…, p_m

$$\begin{aligned}(p_1A_1+p_2A_2+p_3A_3+\ldots+p_mA_m)^2 &= p_1^2A_1A_1 \\ &+ 2p_1p_2A_1A_2 + 2p_1p_3A_1A_3 + \ldots + 2p_1p_mA_1A_m \\ &+ p_2^2A_2A_2 + 2p_2p_3A_2A_3 + \ldots + 2p_2p_mA_2A_m + p_3^2A_3A_3 + \ldots \\ &+ 2p_3p_mA_3A_m + \ldots + 2p_m^2A_mA_m\end{aligned}$$

wobei p_i die relative Häufigkeit des *i*-ten Allels ist, wodurch $p_1 + p_2 + p_3 + \ldots + p_m = 1$ gilt.

Weichen bei vorgegebenen Allelfrequenzen *p* und *q* die Genotypenfrequenzen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht ab, dann bewirken Faktoren, die vor, während oder nach der Konjugation der Gameten einwirken, diese Abweichungen. Diese können bei gleichbleibenden Allelfrequenzen den Phänotypenbestand im Laufe von Generationen grundlegend ändern. Ein wesentlicher Faktor, der zu einer Abweichung der Genotypenfrequenzen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht führt, ist die bevorzugte Paarung. Hier führt die **Inzucht** zu einer Dominanz der Homozygoten, was in der Regel die Variabilität der Genotypen, nicht jedoch die der Phänotypen, einschränkt und sich oft nachteilig für die Population auswirkt.

Das Zusammenwirken mehrerer Gene auf ein Merkmal bzw. einen Merkmalskomplex – man spricht dann von Polygenie – kann eine kontinuierliche Variation des Merkmales bewirken. Diese Variabilität lässt mit Methoden der **Quantitativen Genetik** behandeln, bei der die Häufigkeitfunktionen (= wie häufig treten die unterschiedlichen Merkmalsausprägungen in der Population auf) durch Maßzahlen wie Lage- und Streuungsparameter charakterisiert werden (HARTL 2000). Der quantitativen Genetik liegt die Normalverteilung als Häufigkeitfunktion zu Grunde, die durch das arithmetische Mittel μ als Lageparameter und die Varianz σ^2 als Streuungsparameter vollständig charakterisiert ist.

In der Quantitativen Genetik darf jedoch die phänotypische Variabilität nicht mit der Variabilität des Genotyps gleichgesetzt werden, sondern man muss hier den Einfluss der Umweltsbedingungen auf das Individuum – insbesondere während der Entwicklung (Ontogenese) und des Wachstums – berücksichtigen. Daher muss die Phänotypische Varianz σ_p^2 in zwei Komponenten, die Genotypen-Varianz σ_g^2 und in die durch die Umwelteinflüsse bewirkte Varianz σ_e^2, zerlegt werden:

$$\sigma_p^2 = \sigma_g^2 + \sigma_e^2$$

Die Bestimmung der Anteile der Genotypen-Varianz und der Umwelt-Varianz ist nicht leicht (FUTUYMA 1998). In zahlreichen Untersuchungen hat sich jedoch herausgestellt, dass die auf Umwelteinflüssen basierenden Varianzanteile meist nur als Korrekturfaktoren eingebracht werden müssen (WEBER 1978).

Bei stetigen metrischen Merkmalen lassen sich die Normalverteilungen modellmäßig auf das Wirken zweier Allele an einem Genlocus reduzieren. Dabei entspricht in einem Hardy-Weinberg-Gleichgewicht das arithmetische Mittel der Position der Heterozygoten *Aa* und $\mu + a$ der Position der Homozygoten *AA* sowie $\mu - a$ jener der Homozygoten *aa*. Somit kann man auch bei kontinuierlicher Variabilität in den Merkmalen alle populationsgenetischen Berechnungen durchführen, die das Wirken von Evolutionsfaktoren bei polymorphen Merkmalen erklären (BULMER 1980).

Quantitative Genetik und Mikropaläontologie

Die Methoden der Quantitativen Genetik lassen sich, da sie auf Häufigkeitsverteilungen von Merkmalen beruhen, auf Fossilien und somit in der geologischen Vorzeit anwenden. Um jedoch Häufigkeitsverteilungen zu erfassen, muss eine genügende Zahl von Individuen (> 100) in der jeweiligen Stichprobe eines stratigraphischen Horizonts, die eine Population repräsentiert, vorhanden sein. Dies ist bei Makrofossilien – hier sind ins-

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

besondere die Wirbeltiere zu nennen – nur schwer zu erreichen. Mikrofossilien mit Größen < 1mm sind für Häufigkeitsanalysen viel besser geeignet, da beispielsweise in Proben mariner Sedimente trotz geringen Probenumfanges (100g bis 500g) die notwendige Anzahl von Individuen (oft mehrere hundert Stück pro Art) leicht zu erreichen ist. Mit Ausnahme der randlichen Meeresbereiche, wo grobkörnige Sedimente wie Sand und Kies abgelagert werden, sind Mikrofossilien in allen Meeressedimenten, vom Estuarbereich bis in die Tiefsee, anzutreffen. Der Vorteil von Mikrofossilien wie Foraminiferen (Kammerlinge) und Radiolarien liegt weiters darin, dass vollständige Gehäuse oder Skelette erhalten sind, wobei von Ostracoden (Muschelkrebse) jeweils die komplette rechte oder linke Klappe, manchmal sogar beide Klappen im Verband erhalten bleiben.

Der scheinbare Nachteil, dass bei fossilen Proben keine echten Populationen bzw. Fortpflanzungsgemeinschaften vorliegen, die entweder bei Semelparität (einmalige Fortpflanzung eines Organismus) aus einer Generation besteht, oder bei Iteroparität (wiederholte Fortpflanzung eines Organismus) nur wenige Generationen beinhaltet, verwandelt sich in einen Vorteil, da eine sogenannte „Fossilpopulation" eine Vielzahl echter Populationen erfasst. Die Häufigkeitverteilung der Merkmale resultiert aus der Summe zahlreicher aufeinanderfolgender Populationen innerhalb eines (geologischen) Zeitraumes und charakterisiert somit die Verteilung der Merkmale in diesem Zeitabschnitt. In einem varianzanalytischen Ansatz entspricht dies der Gesamtvarianz (vgl. ZAR 1999), wobei die Varianz innerhalb der Stichproben die echten Populationen repräsentiert und die Varianz zwischen den Stichproben die Schwankungen im genetischen Bestand zwischen den Populationen (das sogenannte „Rauschen" im populationsgenetischen Signal) darstellt.

Wieviele Generationen in einer Sedimentprobe enthalten sind, hängt von den zwei Faktoren **Generationendauer** und **Sedimentationsrate** ab. Ein einfaches Modell mag dies erläutern: Im Meer wird die Sedimentationsrate von der Topographie bestimmt. Sie ist hoch in den randlichen, seichten Bereichen des Inneren Schelfs, wo durch Meerespiegelschwankungen (z. B. lag der Meeresspiegel in der Eizeit ~120m tiefer) Sedimentationsunterbrechungen und Erosion stattfinden können, und nimmt mit der Meerestiefe ab. Die Sedimentation ist kontinuierlich vom äußeren Schelf über das Bathyal und Abyssal bis ins Hadal, jedoch mit abnehmender Sedimentationsrate. Für den äußeren Schelf (~ 130m Tiefe) kann eine durchschnittliche Sedimentationsrate von 0,1mm pro Jahr angenommen werden (SEIBOLD & BERGER 1993). Wenn nun die Lebensdauer einer benthischen Foraminifere (mit Semelparität) in diesen Tiefen ½ Jahr beträgt, dann sind in einer Probe von 5 cm Dicke bei ungestörter Sedimentation bereits 1.000 aufeinanderfolgende Generationen enthalten. Noch deutlicher wird das im tieferen Bathyal und im Abyssal oberhalb der CCD (Karbonat-Kompensations-Tiefe). Hier findet man als Sediment den sogenannten „Globigerinen-Schlamm", der hauptsächlich aus planktonischen Foraminiferen besteht, die aber in den obersten 300-400m leben. Bei einer Sedimentationsrate von 0,01mm pro Jahr und der extrem kurzen Lebensdauer planktonischer Foraminiferen (meist nur 1 Monat) enhält eine Probe von 5cm Dicke bei ungestörter Sedimentation bereits 60.000 aufeinanderfolgende Generationen.

Die marinen Sedimente sind trotz kontinuierlicher Sedimentationraten auch in den tiefsten Bereichen nur selten ungestört, was sich dann in einer feinen Schichtung der Sedimente dokumentiert. Eine Schichtung tritt nur dann auf, wenn der Redox-Potential-Diskontinuitäts-Horizont (RPDL) in der Wassersäule oberhalb des Meeresbodens zu liegen kommt. Normalerweise befindet sich der RPDL einige Zentimeter bis Dezimeter im Meeresboden, und der Meeresboden wird von grabenden Organismen durchwühlt (Bioturbation). Diese sogenannte „taphonomische Zone" kann in den seichteren Meeren bis zu 1m Tiefe reichen und in der Tiefsee noch einige Millimeter bis Zentimeter umfassen (MARTIN 1999). Durch die Bioturbation werden die Individuen einer Generation je nach Intensität und Tiefe der durchwühlenden Organismus mit den Vorläufergenerationen vermischt, was dem oben erwähnten „Rauschen" in den aufeinanderfolgenden Generationen gleichfalls entgegen wirkt.

Konstante Sedimentationsraten sind bei epikontinentalen Meeren in tieferen Bereichen (>150m) der Beckenzentren zu finden, insbesondere aber in Ozeanen vom oberen Bathyal (200m) bis in das Hadal. Seichtere Bereiche unterliegen den Meerespiegelschwankungen, was zu erhöhter Erosion oder Sedimentationsunterbrechung führt. Geologische Tagesaufschlüsse aus tieferen Beckenbereichen bzw. Ozeanbereichen mit kontinuierlicher Sedimentation umfassen meist nur geringere geologische Zeitabschnitte, wo oft kein Wechsel in den Fossilpopulationen festzustellen ist. Darum wurden populationsgenetische Untersuchungen an Mikrofossilien aus Bohrkernen durchgeführt, die einerseits von der Erdölindustrie bei Bohrungen in ehemaligen Meeresbecken gewonnen wurden (siehe BETTENSTAEDT 1958), andererseits aus Bohrungen des weltweiten „Ocean Drilling Program" (ODP) stammen, wo seit 1983 Tiefbohrungen in allen Ozeanböden zu rein wissenschaftlichen Zwecken durchgeführt wurden. Der Vorläufer, das Deep Sea Drilling Project (DSDP), wurde von 1968 bis

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

1982 von der „Joint Oceanographic Institution for Deep Earth Sampling“ (JOIDES) durchgeführt.

Probennahmen aus den Bohrkernen in konstanten, nicht zu großen Abständen (10 bis 20cm) ermöglichen die Überprüfung der Konstanz einer Fossilpopulation in ihrer Phänotypen-Zusammensetzung. Wenn die Phänotypen-Zusammensetzung im Laufe der geologischen Zeit einem Wandel unterliegt, lässt sich dieser durch Evolutionsfaktoren erklären. Somit ist die Überprüfbarkeit der Evolutionsvorgänge über größere geologische Zeiträume durch die Mikropaläontologie gegeben, wobei gleichzeitig die Faktoren gefunden werden können, die diese Veränderungen bewirkt haben.

Intraspezifische Evolution (Mikroevolution)

Eine Änderung der Allelfrequenzen innerhalb einer Population bzw. Art führt dazu, dass sich die Frequenzen der Genotypen ändern, was eine Änderung der Phänotypenvariabilität bewirkt. Mehrere Ursachen, sogenannte Evolutionsfaktoren, können eine Änderung dieser Variabilitäten hervorrufen.

An erster Stelle steht hier das Einbringen neuer Allele in eine Population. Dieses Einbringen ist nur für die Zellen der Keimbahn von Bedeutung, da sie den Grundstock der nächsten Generation bilden. Der Begriff **Mutation** wird im weitesten Sinn für alle Änderungen im Genbestand verwendet, seien es Genmutationen, die an den Nukleotidsequenzen ansetzen, oder Chromosomenmutationen, die meist durch Rekombination während der sexuellen Fortpflanzung (Meiose) bewirkt werden, oder Änderungen im gesamten Chromosomensatz, den sogenannten Genommutationen (FUTUYMA 1998). Trotz unterschiedlicher Ursachen für Mutationen, insbesondere den Genmutationen, lassen sich für die einzelnen Loci sogenannte **Mutationsraten** berechnen bzw. der Mutationsdruck von Genen ermitteln (HARTL 2000), auf den die Population reagieren muss. Die Auswirkungen von Mutationen auf den Phänotyp können gering sein, wenn ein Strukturgen betroffen ist, das nur für die Ausbildung eines einzigen Merkmals zuständig ist. Bei Strukturgenen mit pleiotroper Wirkung (beteiligt an der Ausbildung mehrerer Merkmale), wenn sie für die Bildung eines Enzyms innerhalb einer Synthesekette bei polygen bedingten Merkmalen verantwortlich sind, insbesondere aber bei Mutationen von Regulationsgenen kann bereits durch die Genmutation eine große Änderung (Makromutation sensu GOLDSCHMIDT 1940) in den Phänotypen auftreten.

Ob und inwieweit sich ein mutiertes Allel in der Population bzw. Art gegenüber dem Wildtyp-Allel durchzusetzen vermag, hängt von zwei Faktoren ab. Der eine Faktor ist die Durchsetzungskraft der Genotypen, welche die Träger des mutierten Allels sind, gegenüber den Trägern des Wildtyp-Allels. Diese Durchsetzungskraft wird als **Fitness** (= Maßzahl über den Einbringungsgrad des Allelbestandes eines Genotyps in die Folgegeneration) bezeichnet. Der zweite Faktor ist der Umfang und die räumliche Verteilung der Populationen. Eine Population mit zahlreichen Individuen kann entweder gleichmäßig über einen geographischen Raum verteilt sein oder in viele Teilpopulationen zerfallen, die räumlich voneinander getrennt sind und wo die Individuen zwischen den einzelnen Subpopulationen wandern müssen.

Im Falle einer großen Population, die mehr oder weniger gleichmäßig über den Raum verteilt ist, bestimmt die Fitness der Genotypen mit dem mutierten Allel, ob sich die Frequenz des mutierten Alles in der Population erhöht oder ob es im Laufe der Generationen eliminiert wird. Ist das mutierte Allel gegenüber dem Wildtyp bevorzugt, dann wird es sich in der Population durchsetzen. Diese Form der Frequenzänderung wird **Selektion** bezeichnet. Berechnungen an Genotypen mit 2 Allelen haben ergeben, dass trotz höchster Fitness der Genotypen mit dem mutierten Allel das Wildtyp-Allel aus der Population nicht eliminiert werden kann, da es in den Heterozygoten erhalten bleibt. Die Dauer des Durchsetzens gemessen an der Zahl von Generationen ist bei alleiniger Selektion sehr hoch, auch wenn die Genotypen mit dem mutierten Allel hohe Fitness aufweisen.

In der Quantitativen Genetik lassen sich folgende Formen der Selektion modellmäßig feststellen, wobei der Faktor d in $\mu + d$ den Selektionsvorteil des Allels A und $\mu - d$ den Selektionsvorteil des Allels a im Heterozygoten Aa darstellt (WEBER 1978). Besteht der Selektionsvorteil in einem der beiden Homozygoten (z. B. in AA), dann wird sich die Häufigkeitsverteilung des Merkmales im Laufe der Generationen in Richtung dieses bevorzugten Homozygoten verlagern (vergleiche HARTL 2000); man spricht dann von **gerichteter Selektion** (Abb. 2). Sind die Heterozygoten Aa bevorzugt, werden die beiden Homozygoten unterdrückt. Die Lage der Häufigkeitsverteilung bleibt in diesem Fall konstant, während sich die Varianz im Laufe der Generationen geringfügig verringert. Dies ist die sogenannte **stabilisierende Selektion** (Abb. 2). Die dritte Form der Selektion besteht in der Benachteiligung der Heterozygoten und Bevorzugung der beiden Homozygoten AA und aa, was die Aufteilung der eingipfeligen Normalverteilung in eine bimodale Verteilung bewirkt. In diesem Falle handelt es sich um die **disruptive Selektion** (Abb. 2).

In einer konstanten Umwelt weisen die Genotypen eines Genlokus unterschiedliche Fitnesswerte auf. Anhand der Genotypenhäufigkeiten lässt sich daraus ein mittlerer Fitnesswert für die Gesamtpopulation bestim-

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

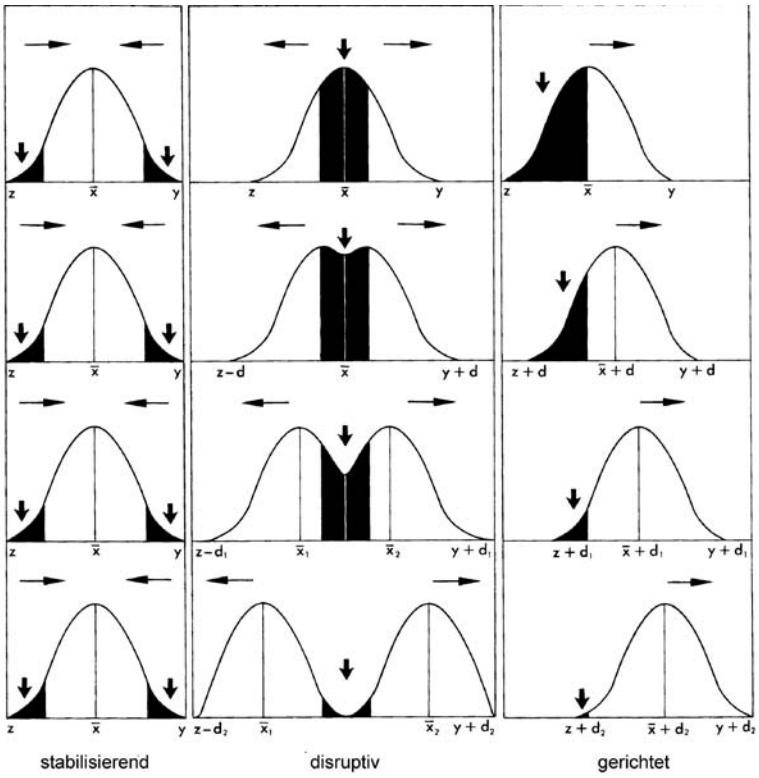

Abb. 2: Die drei Arten der Selektion. Bei der stabilisierenden Selektion werden die Genotypen nahe dem Populationsmittel bevorzugt. Die disruptive Selektion bevorzugt beide Extreme und tendiert zu einer Aufteilung der Population, während die gerichtete Selektion nur ein Extrem bevorzugt. Dadurch wandert das Populationsmittel in Richtung des bevorzugten Extrems (aus SOLBRIG & SOLBRIG 1979).

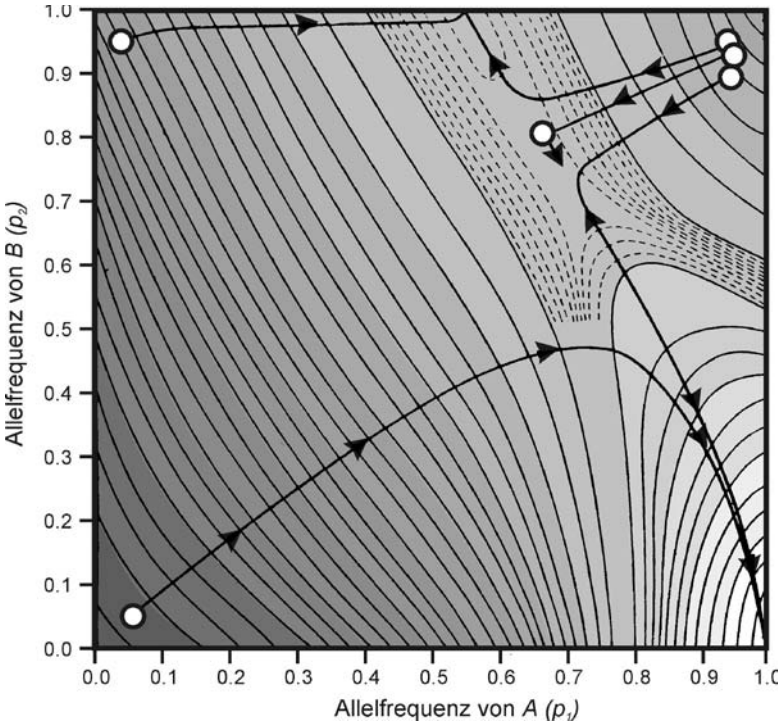

Abb. 3: Hypothetische adaptive Landschaft aus 2 Genloci mit je 2 Allelen. Die Isolinien verbinden gleiche Gesamtfitness-Werte. Jede Population, die in die Landschaft gestellt wird, strebt dem nächst gelegenen adaptiven Gipfel mit hohen Fitnesswerten zu (kombiniert aus HARTL 1980 und KNOLL 1979).

men. Wenn dieser Fitnesswert nicht dem Optimum für die gegebene Umwelt entspricht, wirkt die Selektion und verschiebt die Population in Richtung des Genotypus mit der höchsten Fitness. Beim Zusammenwirken zweier Gene lassen sich die Fitnesswerte mit Isolinien (= Linien gleicher Fitness) in einem zweidimensionalen Koordinatensystem, das die Allelfrequenzen der Genotypen beider Gene repräsentiert, darstellen (Abb. 3). Es ensteht dadurch das Bild einer Landschaft mit Bergen und Tälern, insbesondere bei multipler Allelie. Da die Gipfel dieser Landschaft hohe Fitness bedeuten, ist die Population beim Erreichen eines Gipfels an die spezifischen Umweltbedingungen angepasst; man spricht daher von der **adaptiven Landschaft** (FUTUYMA 1998). Dieser Begriff wurde von WRIGHT (1967) eingeführt. Eine Population, die in eine solche konstante, sich nicht ändernde Umwelt durch Einwanderung von Individuen (Immigranten) oder Mutation von Allelen hineingestellt wird, besitzt meist nur eine geringe mittlere Fitness. Sie strebt mittels der gerichteten Selektion dem nächsten Gipfel dieser Landschaft, der nicht der höchste sein muss, zu (Abb. 3). Ist ein Gipfel erreicht, wirkt die stabilisierende Selektion, da die Genotypen an den beiden Enden der Häufigkeitsverteilung benachteiligt sind. Die Population befindet sich somit in einem Gleichgewicht (**Equilibrium**) mit der Umwelt, ändert nicht mehr ihren Genotypenbestand und die Phänotypen bleiben im Laufe der Zeit konstant.

Durch die Anpassung der Population an die Umwelt ist die Selektion zielgerichtet (Erreichung eines Fitness-Optimums) und galt, begründet auf dem Werk von DARWIN (1859), lange Zeit als der einzige Motor der Evolution. Die statistischen Modelle zur Selektion (FISHER 1930) bildeten oft den Grundstock der mathematischen Statistik.

Innerhalb einer großen Population mit hoher Dichte, die sich kontinuierlich über einen weiten Raum ausbreitet, ist die Zufallspaarung bzw. Panmixie keineswegs gegeben. Die räumliche Nähe von Geschlechtspartnern spielt hier eine große Rolle, da die Wahrscheinlichkeit der Fortpflanzung bei benachbarten Partnern viel höher ist als bei räumlich weit entfernten Partnern. Somit ergibt sich keine einheitliche Verbreitung der unterschiedlichen Genotypen, sondern es kann zu einem Häufigkeitsgefälle der Genotypen kommen. Entlang eines geographischen Gradienten entsteht dann eine sogenannte Kline mit sich kontinuierlich ändernden Phänotypen.

Diese Unterschiede in der Genotypen-Zusammensetzung sind noch deutlicher ausgeprägt, wenn keine kontinuierliche Verteilung der Population vorliegt, sondern diese aus zahlreichen Subpopulationen mit unterschiedlicher, oft nur geringer Inidividuenzahl besteht.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Zwischen den Subpopulationen, wo innerhalb der Subpopulation durch die Kleinräumigkeit Panmixie gegeben ist, bestehen geographische Barrieren, welche die Austauschbarkeit der Gene, den sogenannten **Genfluss**, behindern. Hier sind die Migrationskanäle, d.h. die Anteile der Einwanderer an der Subpopulation innerhalb einer Generation, von Bedeutung. Bei weiten Migrationskanälen kann das Häufigkeitsgefälle in den Genotypen ausgeglichen werden, während enge Migrationskanäle die Erhaltung der unterschiedlichen Genotypen-Zusammensetzung zwischen den Subpopulationen bewahren. Allgemein kann gesagt werden, dass die **Migration** den Änderungstendenzen in der Genotypenfrequenz entgegenwirkt und den Versuch unternimmt, die Population in das Hardy-Weinberg'sche Gleichgewicht zurückzuführen.

Die Aufteilung einer großen Population in kleinere Subpopulationen führt dazu, dass die Genotypen willkürlich aufgeteilt werden, wobei es zu einer Anreicherung von bestimmten Genotypen in den Subpopulationen kommt. Der Genotypenbestand einer Subpopulation weicht somit sigifikant vom Genotypenbestand der Gesamtpopulation ab. Dies führt dazu, dass innerhalb einer kleinen Subpopulation ein bestimmter Genotyp zufällig angereichert wird. Diese Form der Verschiebung in den Genotypenfrequenzen wird als die **Genetische Drift** bezeichnet. Die Geschwindigkeit der Anreicherung von Homozygoten, gemessen in der Anzahl von Generationen, hängt von der Größe der Subpopulation ab. Je kleiner die Subpopulation, desto rascher werden die Homozygoten angereichert und fixiert (KIMURA 1955). Die Genetische Drift ist somit der wesentliche Evolutionsfaktor bei kleinen Populationen, insbesondere bei jenen, die an den geographischen Rändern des Verbreitungsgebietes einer Art gelegen sind, wie beispielsweise Inselpopulationen. Sie gilt als der Zufallsmotor der Evolution, da sie von den Umweltbedingungen unabhängig ist (CROW & KIMURA 1970). Anbetrachts der hohen Geschwindigkeit des Durchsetzungvermögens homozygoter Genotypen innerhalb weniger Generationen lässt sich die Veränderung durch Genetische Drift in geologischen Zeiträumen nicht erfassen, wo sie dann als sprunghafte, punktuelle Änderung im Phänotypenbestand aufscheint.

Wichtig ist zu bemerken, dass die intraspezifische Evolution durch das Zusammenwirken der Evolutionsfaktoren Mutation, Selektion, Migration und Genetische Drift bewirkt wird. Abgesehen vom Mutationsdruck bestimmt die Größe und Struktur einer Population bzw. Art, welchem der drei Faktoren Selektion, Genetische Drift und Migration die dominierende Rolle in der intraspezifischen Evolution zukommt.

Transspezifische Evolution (Makroevolution)

Wie entstehen die biologischen Arten, wie sind sie zeitlich begrenzt, und welche Veränderung erfahren sie während ihrer „Lebensdauer"? Diese Fragen können nicht allein von der Biologie gelöst werden, da ihr die zeitliche Komponente, die Lebensdauer einer Art, nicht zugängig ist. Darum ist auch der biologische Artbegriff, der auf der Möglichkeit der sexuellen Fortpflanzung basiert, unvollständig, da er nur für jenen Zeitabschnitt gelten kann, innerhalb dessen die Überprüfbarkeit der Fortpflanzung gewährleistet ist. Auch die Morphologie bzw. Quantitative Genetik ist hier keine echte Hilfe. Völlig getrennte Normalverteilungen können, müssen aber nicht immer auf Reproduktionsbarrieren und somit getrennte Arten hinweisen. Andererseits können stark überlappende Verteilungen sehr wohl unterschiedliche Arten bedeuten, wo Reproduktionsbarrieren bereits vorhanden sind. Solche morphologisch kaum unterscheidbaren Arten werden als **Geschwisterarten** (Sibling Species) bezeichnet.

Wichtig ist jedoch, dass es kein logisches Kriterium gibt, innerhalb einer kontinuierlichen (graduellen) Entwicklungslinie, wie sie intraspezifisch durch die gerichtete Selektion bewirkt wird, willkürlich eine oder mehrere Trennlinien entweder zwischen den Phänotypen (**typologisches Artkonzept**) oder in der Zeitebene (**chronologisches Artkonzept**) zu ziehen und sie dann als unterschiedliche Arten zu definieren (WILLMANN 1985). Eine solche kontinuierliche Änderung der Art, unter dem Begriff **Anagenese** (RENSCH 1947) geführt, wird auch als **Artentransformation** bezeichnet und führt nicht zur Bildung von neuen Arten, sondern zeigt die kontinuierlichen Veränderungen einer einzigen Art in der geologischen Zeit. Vielmehr führt die **Kladogenese** (RENSCH 1947), welche die Aufspaltung einer Art in zwei oder mehrere Arten beschreibt, zu einer Vervielfältigung des Artenspektrums. Daher ist die Geburt einer Art, die **Speziation**, durch die Kladogenese gegeben, während das Ende der Lebensdauer einer Art entweder durch das Aussterben oder eine neuerliche Aufspaltung determiniert wird. Dies führt notgedrungen zu einer Erweiterung des biologischen Artkonzeptes durch das sogenannte **internodale Artkonzept** (KORNET 1993), wo Individuen einer Art als Mitglieder des genealogischen Netzwerkes definiert sind, das sich zwischen zwei aufeinanderfolgenden Kladogenesen oder zwischen einer Kladogenese und dem Aussterben (Artentod) aufspannt.

Welche Modelle der transspezifischen Evolution wurden entwickelt und wie verhält sich die Art nach der Kladogenese?

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

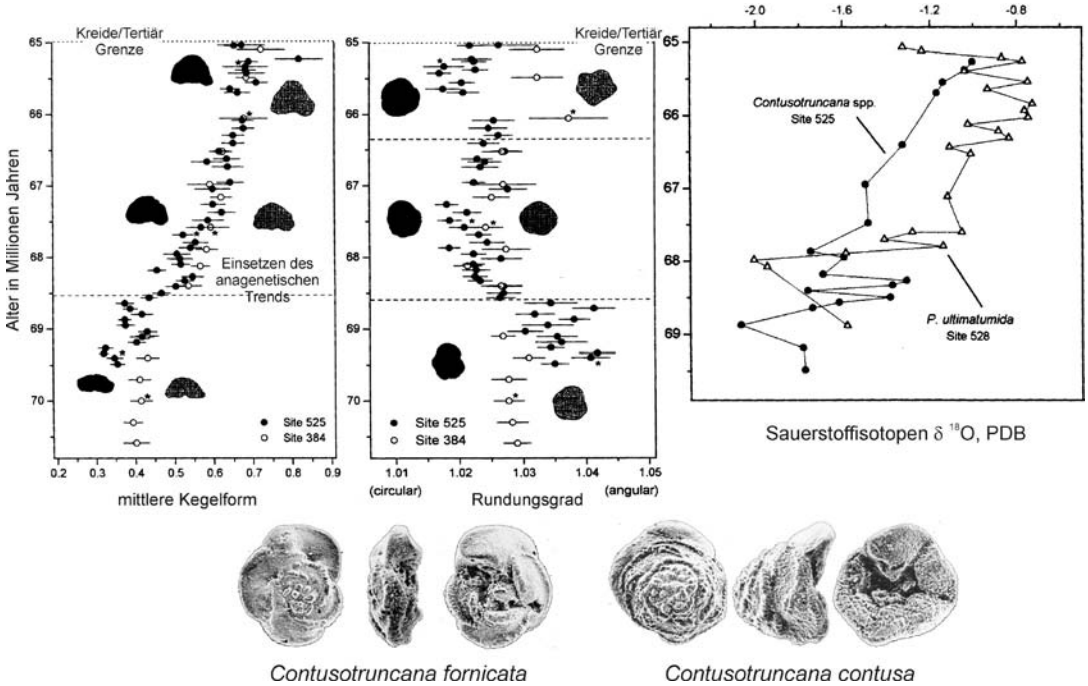

Abb. 4: Veränderungen in der Kegelform und im Rundungsgrad der planktonischen Foraminiferen *Contusotruncana fornicata* und *Contusotruncana contusa* in der höchsten Jüngeren Kreide (Maastricht) im Vergleich zu Messungen der Paläotemperaturen mittels stabiler Isotopen. Horizontale Balken kennzeichnen den 95 % Vertrauensbereich des Mittelwertes (aus KUCERA & MALMGREN 1998).

Der wichtigste Aspekt bei der transspezifischen Evolution ist die adaptive Landschaft. Gemäß der Selektionstheorie zeigt es sich, dass bei konstanter Umwelt, wobei sich sowohl die abiotischen als auch die biotischen Faktoren, wie beispielsweise die Räuber-Beute-Beziehungen oder die zwischenartliche Konkurrenz, nicht ändern, eine Population bzw. Art trachtet, in ein Gleichgewicht mit der Umwelt zu gelangen, in dem die Individuen mit der höchst möglichen Fitness dominieren (stabilisierende Selektion). Ändern sich die Umweltbedingungen, führt dies zu einem Wechsel der adaptiven Landschaft und es setzt erneuter Selektionsdruck ein.

Bei einem kontinuierlichen Wandel der Umwelt, wie beispielsweise ein allmähliches Ansteigen der Temperatur, ändert sich auch die adaptive Landschaft gleichmäßig, so dass keine stabilisierende Selektion auftreten kann und allein die gerichtete Selektion dominiert. Die **Anagenese**, der Artenwandel, ist somit auf eine sich kontinuierlich ändernde Umwelt zurückzuführen (vergleiche SIMPSON 1944).

Einen neueren Beleg für die Anagenese liefert die planktonische Foraminifere *Contusotruncana* aus der Oberkreide (KUCERA & MALMGREN 1998). Der dominierende Evolutionsfaktor bei planktonischen Foraminiferen ist die Selektion, da diese Foraminiferen große Populationen aufweisen, die innerhalb bestimmter geographischer Breiten (somit klimatisch gesteuert) mehr oder minder in gleichen Dichten über den gesamten Ozean verbreitet sind. Aus diesem Grund sind sie auch nicht in Subpopulationen gegliedert, wobei aber Klinen in der Genotypenzusammensetzung vorhanden sein können (z. B. *Globorotalia truncatulinoides* aus dem jüngsten Neogen; KENNETT 1976). Ein weiterer Vorteil der planktonischen Foraminiferen liegt in der kurzen Generationsdauer von 1 Monat, wodurch sich die hohen Evolutionsraten auch bei alleiniger Selektion erklären lassen.

Die Erfassung der Phänotypen von Gehäusen der kretazischen Foraminifere *Contusotruncana* basiert auf zwei komplexen morphometrischen Methoden, einerseits auf sogenannten „landmarks" (BOOKSTEIN 1978), welche die Kegelform der Gehäuse beschreibt, andererseits auf einem Maß für den Rundungsgrad des Gehäuseumrisses. Dabei wurden zwei DSDP (Deep Sea Drilling Project) Bohrungen, eine im Nordatlantik aus 2467m Wassertiefe, und eine im Südatlantik aus 3909m Wassertiefe untersucht. In beiden Merkmalen ist das Einsetzen der Anagenese (nach vorangegangener Stasis) bei 68,6 Millonen Jahren (vor heute) zu bemerken (Abb. 4), was paläoozeanographisch mit dem Verschwinden eines ökologischen Gradienten entlang der geographischen Breiten korreliert ist. Das Gleichgewicht mit der Umwelt (Stasis) wird wegen der konstanten Temperaturen innerhalb des Zeitraumes von –69,5 bis –68,6 Millionen Jahren (in der Folge als **Ma** abgekürzt) durch die stabilisierenden Selektion hervorgerufen. Eine anschließende kontinuierliche Abkühlung, die durch Zunahme des stabilen Sauerstoff-Isotopen Verhältnisses ($\delta^{18}O$) belegt ist, bewirkte den kontinuierlichen Wandel in beiden Merkmalen, wobei das Neuauftreten eines latitudinalen Gradienten im Atlantik am Ende der Oberkreide eine Divergenz der beiden Populationen im Rundungsgrad, die oben erwähnte Kline, nicht aber in der Zunahme der Kegelform bewirkte (Abb. 4).

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

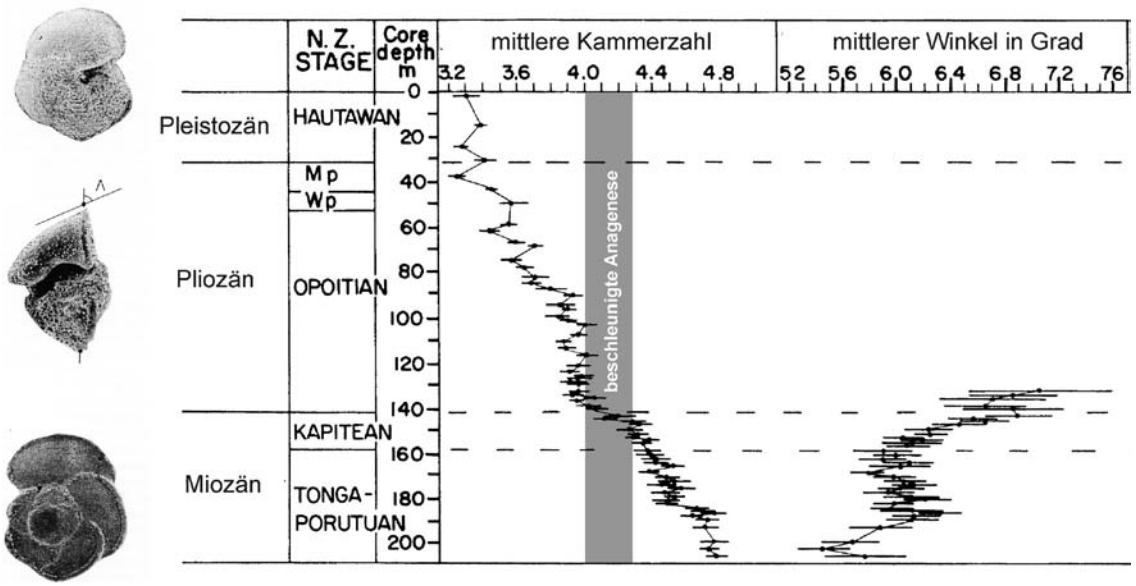

Abb. 5: Veränderungen in der mittleren Kammerzahl und im Kielwinkel der Entwicklunglinie *Globorotalia conoidea* zu *Globorotalia inflata* im Neogen. Die Trennung der beiden Arten sind in der beschleunigten Anagenese bei der mittleren Kammerzahl des letzten Umganges und beim Kielwinkel zu erkennen. Horizontale Balken kennzeichnen den 95 % Vertrauensbereich des Mittelwertes (aus MALMGREN & KENNETT 1981).

Nachdem die graduelle Änderung in einer Entwicklungslinie keine neuen Arten hervorruft, stellt sich die Frage, welche Modelle zur Entstehung neuer Arten entwickelt wurden, und wie sie sich belegen lassen?

1. Punktueller Gradualismus

Ein abrupter Wechsel oder auch nur eine hohe Beschleunigung in der Änderung der Umweltbedingungen, wie beispielsweise die Abkühlung durch einen Impakt, die Einwanderung eines Räubers bzw. Konkurrenten (beide punktuell) oder aber Abkühlung durch Öffnung von Verbindungen gemäßigter Ozeanbereiche zu polaren Meeren (graduell beschleunigt), zwingt eine Population bzw. Art zu einer raschen Reaktion. Da die neue adaptive Landschaft anders strukturiert ist, erfolgt die rasche Änderung der Population nur dann, wenn adaptationsfähige Genotypen vorhanden sind. Diese gleichfalls graduelle, aber kurzzeitigen Änderungen sind in geologischen Zeiträumen, insbesondere in marinen Seichtwasserbereichen, kaum nachvollziehbar und daher nur als punktuelle oder sprunghafte Änderung (**Saltation**) zu bemerken.

SIMPSON (1944) hat den Begriff der **Quantenevolution** für jene Form der Evolution eingeführt, wenn, ausgehend von einer sich kontinuierlich ändernden Umwelt, die neue Umwelt nicht konstant bleibt, sondern sich gleichfalls kontinuierlich ändert. Für einen mehr oder minder graduellen Wechsel von einer Population, die im Gleichgewicht mit einer konstanten Umwelt steht, zu einer anderen Population, die sich wiederum durch die stabilisierende Selektion auf ein Gleichgewicht in einer neuen, aber nach dem Wechsel konstanten Umwelt einstellt, wurde der Begriff **punktueller Gradualismus** eingeführt (MALMGREN et al. 1983). Da sich die beiden Fossilpopulations-Gruppen vor und nach dem Wechsel stark unterscheiden, die graduelle Kontinuität oder Stasis somit unterbrochen ist, findet sich hier ein natürliches Kriterium, innerhalb der Evolutionslinie die Artengrenze zu legen.

Belege für die beiden oben genannten Evolutionsformen liefern wiederum planktonische Foraminiferen, diesmal aus dem Neogen. Die Foraminifere *Globorotalia conoidea* aus dem Süd-Pazifik zeigt anhand ihrer Kammerzahl in der letzten Windung im Verlaufe des Jüngeren Miozäns (–8,6 bis –5,5 Ma) eine anagenetische Abnahme von μ = 4,7 bis μ = 4,3, was einer Rate von –0,129 Kammern pro Ma entspricht (MALMGREN & KENNETT 1981). Zwischen –5,5 und –5,2 Ma, also an der Miozän/Pliozän-Grenze, erfolgte eine starke Beschleunigung in der Abnahme von 4,3 auf 3,95 Kammern, womit die Abnahmerate von –1,17 Kammern pro Ma bedeutend intensiver ist, nämlich nahezu das 10-fache des ursprünglichen Trends! Im weiteren Verlauf, von –5,2 Ma bis heute, reduzierte sich die Zahl der Kammern in der letzten Windung auf μ = 3,3 Kammern. Die Abnahmerate vom Pliozän bis heute ist mit –0,125 gleich dem Trend im Jüngeren Miozän (Abb. 5). Der Rundungsgrad des Gehäuseumrisses verhält sich ähnlich wie bei der zuvor erwähnten kretazischen *Contusotruncana*. Während im Jüngeren Miozän dieses Merkmal Stasis zeigt, setzte ab der Miozän/Pliozän-Grenze ein deutlich anagenetischer Trend ein (MALMGREN & KENNETT 1981). Somit ist es erlaubt, anhand der markanten Änderungen in den Trends der beiden Merkmale die Formen vom Pliozän bis heute als eigene Art *Globorotalia inflata* zu bezeichnen, noch dazu, wo im Kiel gleichfalls ein angenetischer Trend im Jüngeren Miozän von spitzwinkeligen zu weniger spitzwinkeligen Kielen festzustellen ist, wobei die Formen ab dem Pliozän konstant runde Kiele aufweisen (Abb. 5).

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

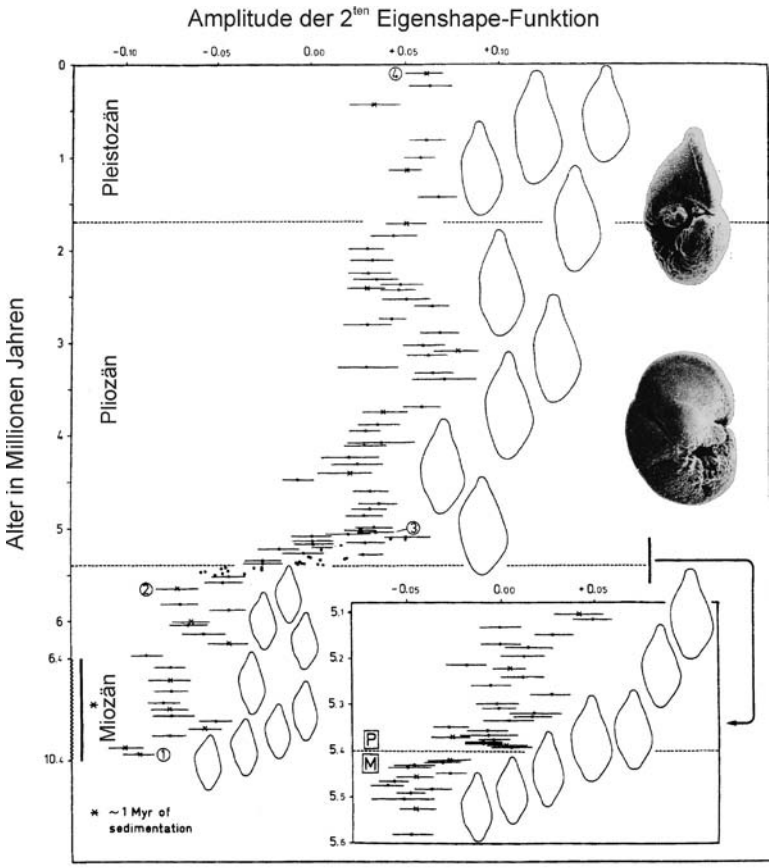

Abb. 6: Variation in der Seitenansicht von Gehäusen der *Globorotalia plesiotumida-Globorotalia tumida* Linie im Neogen. Horizontale Balken kennzeichnen den 95 % Vertrauensbereich des Mittelwertes (aus MALMGREN et al. 1983).

Ein schönes Beispiel für den punktuellen Gradualismus erbrachten MALMGREN et al. (1983) bei der Untersuchung von *Globorotalia tumida* aus der DSDP Bohrung Site 214 im Indischen Ozean (Tiefe 1.665m). Als komplexes Merkmal wurde die Form des Gehäuseprofils (in Seitenansicht) genommen und mittels eines multivariaten Verfahrens, der sogenannten „Eigenshape"-Analyse, untersucht (LOHMANN 1983). Die Analyse der 2. Eigenshape-Funktion zeigt im Jüngeren Miozän (–10,4 bis –5,5 Ma) eine Konstanz (Stasis). Von –5,5 bis –5,1 Ma, in diesem Abschnitt ist die Miozän/Pliozän-Grenze bei –5,33 Ma gelegen, folgt ein rapider gradueller Trend, der in einer anschließenden Stasis mündet, die bis heute anhält (Abb. 6). Durch diese eindeutige Diskontinuität in der Stasis lässt sich die miozäne Art *Globorotalia plesiotumida* von der jüngeren *Globorotalia tumida* trennen.

Erklärungen für Stasis, dem rapiden Wechsel an der Miozän/Pliozän-Grenze und den anagenetischen Trends sind in der Paläoozeanographie zu suchen (MALMGREN & BERGGREN 1987). Die Temperaturkurven, gemessen mit stabilen Sauerstoffisotopen, zeigen anfänglich konstante Werte im Jüngeren Miozän, was die Stasis in den Merkmalen bei den planktonischen Foraminiferen erklärt. Nahe der Wende zum Pliozän (ab –6,2 Ma) ist eine leichte Abkühlung zu bemerken, die mit dem Abschließen des Mittelmeeres (Messinianische Salinitäts-Krise) gekoppelt ist. Durch die Öffnung des Mittelmeeres an der Miozän/Pliozän-Grenze (–5,33 Ma) und anschließenden Transgression erfolgte eine leichte Erwärmung der Ozeane, was die rasche (punktuelle) Umstellung notwenig machte. Im Verlauf des Pliozäns setzte eine kontinuierliche Abnahme der Oberfächen-Temperaturen ein, die zuerst nur leicht war, ab –3,5 Millonen Jahren jedoch stärker wurde. Dies führte sowohl zu einer graduellen horizontalen, als auch vertikalen Schichtung der Ozeane und erklärt die evolutiven Trends in *Globorotalia inflata*, nicht jedoch die Stasis in *Globorotalia tumida*. Bei letzterer Art ist jedoch anzumerken, dass die Tiefsee-Bohrung aus tropischen Bereichen des Indischen Ozean (11°20'S) stammt, wo die Abkühlung durch antarktische Kaltwässer und die Ausbildung von Tiefengradienten eine geringere Rolle als im Südpazifik spielten (MALMGREN & BERGGREN 1987).

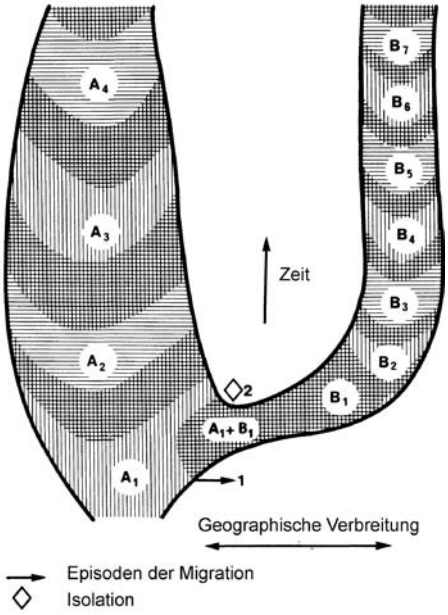

Abb. 7: Speziation nach dem Modell des Phyletischen Gradualismus: Sowohl Anagenese als auch Kladogenese sind vorhanden. Migration tritt in der Zeitebene 1 auf, geographische Separation erscheint in der Zeitebene 2. Beim Auftreten von Reproduktionsschranken entstehen zwei Arten, ohne Reproduktionsschranken handelt es sich um zwei Unter-Arten (aus SILVESTER-BRADLEY 1977).

2. Phyletischer Gradualismus

Dies ist das grundlegende Modell der Speziation, wie es von vielen Vertretern der Synthetischen Evolutionstheorie vertreten wird, bei DARWIN (1859) selbst aber nie so gefordert gefordert wurde (vgl. LEVINTON 2001). Nach diesem Modell (Abb. 7) beginnt sich in einer ersten Phase die Art geographisch auszubreiten, wobei keine Einteilung in Subpopulationen mit engen Migrationskanälen aufscheint. Danach gliedert eine geographische Barriere die Art in zwei Populationen, die unterschiedliche Größe besitzen können. Der Genfluss zwischen den beiden Gruppen ist durch die Separation unterbrochen, was bei unterschiedlicher Entwicklung der Umweltbedingungen in beiden Regionen Barrieren in der Fortpflanzung bewirken kann und somit zwei

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

neue Arten enstehen, oder sich eine neue Art neben der unveränderten Stammart bzw. Mutterart bildet (Abb. 7; vgl. SYLVESTER-BRADLEY 1977). Da es sich in beiden Gruppen wieder um große Populationen mit hoher Dichte handelt, ist der wesentliche Faktor dieser Artbildung die gerichtete Selektion. Auch wenn die abiotischen Umweltfaktoren in beiden Regionen gleich bleiben, kann das Auftreten von Räubern oder Konkurrenten in einer der beiden Regionen die Umweltbedingungen dermaßen ändern, dass es zu einer gerichteten Selektion und Artbildung kommt, die aber meist von einer Stasis abgeschlossen wird.

Beispiele für den phyletischen Gradualismus liefern wiederum planktonische Organismen aus Tiefseebohrungen. Multivariate Untersuchungen (Diskriminanzanalysen basierend auf 32 Merkmalen) an der Radiolarie *Pterocanium charybdeum* des tropischen Pazifik (0°30'N) erbrachten einen leichten graduellen Wandel vom Jüngeren Miozän bis ins ältere Pliozän (–8 bis –4,4 Ma; LAZARUS 1986). Im Zeitraum zwischen –4,4 und –3,6 Ma erfolgte die Kladogenese, wobei der evolutive Trend in *Pterocanium charybdeum* beibehalten wurde, während der andere Zweig eine stärkere Evolutionsrate zeigte (Abb. 8) und als neue Art *Pterocanium prismatium* definiert wurde. Im weiteren Zeitabschnitt von –3,6 bis –1,8 Ma blieben die beiden Arten in ihrer Morphologie konstant, zeigten also ein Gleichgewicht gegenüber ihrer Umwelt. Die Gründe für diese Artbildung in einer einheitlichen Region (**sympatrische Artbildung**) wurden noch nicht gefunden, doch könnte es sich um Unterschiede in den Meerestiefen während der Reproduktion handeln, wie es von LAZARUS et al. (1995) bei der planktonischen Foraminifere *Globorotalia truncatulinoides* postuliert wurde. Hier führte die Abkühlung der Ozeane im Mittleren Pliozän (ab –3,5 Ma) zu einer Schichtung des Wassers und Ausprägung einer Thermokline. Sobald sich die Arten auf die Abkühlung eingestellt hatten, verblieben sie in der Stasis. Die weitere kontinuierliche Abkühlung wurde mit einer Verschiebung und Verengung des Verbreitungsgebietes in Richtung zum Äquator beantwortet.

Untersuchungen an der Gattung *Globocinella* aus 4 Tiefseebohrungen des Südpazifiks entlang eines Breitegradienten erbrachten ein weiters Beispiel für den phyletischen Gradualismus (WEI & KENNETT 1988). Im jüngsten Miozän (Messinian: –7,25 bis –5,33 Ma) entwickelte sich eine Kline von der gemäßigten zur tropischen Zone, wobei die gekielten, höher konischen Gehäuse gegen die Tropen zu flacher wurden. Die gemäßigte Zone war der zentrale Verbreitungbereich, während die tropischen Warmwässer einen randlichen Bereich darstellten. Mit dem Beginn des Pliozäns lieferte die Verstärkung der Tasman Front durch den Tasmanstrom

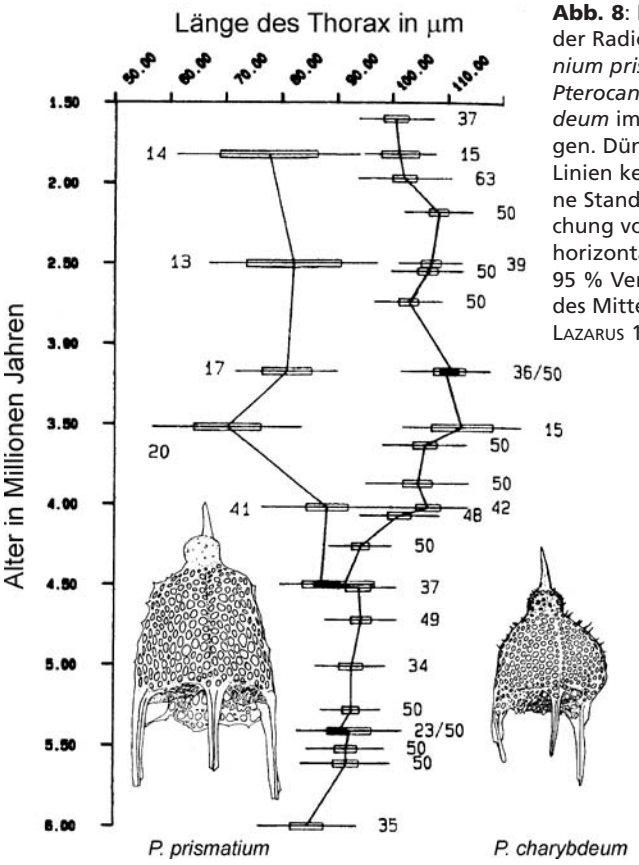

Abb. 8: Entwicklung der Radiolarien *Pterocanium prismatium* und *Pterocanium charybdeum* im jüngeren Neogen. Dünne horizontale Linien kennzeichnen eine Standardabweichung vom Mittelwert, horizontale Balken den 95 % Vertrauensbereich des Mittelwertes (aus LAZARUS 1986).

eine geographische Barriere und trennte die Hauptregion vom randlichen Bereich. Während die Art *Globocinella sphericomiozea* durch die spürbare Abkühlung der Oberflächenwässer im gemäßigten Südpazifik einen langsamen, graduellen Wandel zu ungekielten, hochkonischen Formen erfuhr (*Globocinella punctulata*), erfolgte eine etwas beschleunigte Evolution in den tropischen Bereichen zur flachen, gekielten Art *Globocinella pliozea*, die ab –5,05 Ma bis zu ihrem Aussterben um –3,5 Ma im Gleichgewicht mit der Umwelt blieb. Nach dem Zusammenbruch der Tasman Front um –4,85 Ma begannen die beiden Arten in das Verbreitungsgebiet der jeweils anderen Art einzudringen. Es fand aber, da bereits Reproduktionsbarrieren bestanden, keine Vermischung (Hybridisierung) statt. Mit Beginn der Abkühlung der Ozeane um –3,5 Ma begann die oben erwähnte Ausprägung der Thermokline. Während *Globicinella pliozea* diesen Umweltwandel nicht überlebte, begann sich aus *Globocinella punctulata* sympatrisch und graduell eine weitere Art – *Globocinella inflata* – zu entwickeln (WEI 1994a). *Globocinella punctulata* verblieb bis zu ihrem Artentod bei -2,0 Ma in Stasis, während *Globocinella inflata* unterschiedliche Tendenzen zeigte, die mit den paläoozeanographischen Ereignissen korreliert waren (WEI 1994b).

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

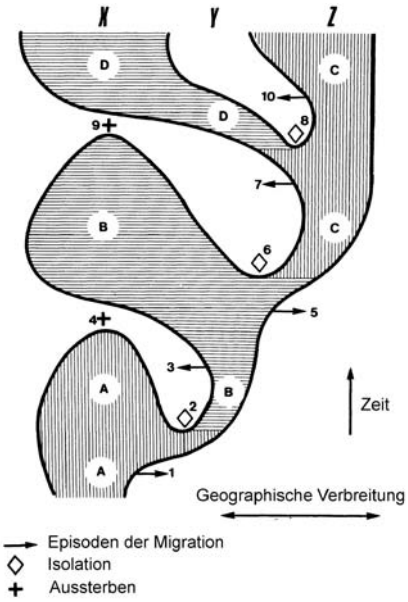

Abb. 9: Speziation nach dem Modell des Punktuellen Gleichgewichtes: In der Zeitebene 1 wandert eine Subpopulation von A in die Region *Y* aus, wo sie in der Zeitebene 2 separiert wird und sich in die Subpopulation B entwickelt. Diese Population kann, wenn Reproduktionsbarrieren zu A entstehen, in die ursprüngliche Region *X* einwandern und die Stammart verdrängen (aus SILVESTER-BRADLEY 1977).

3.

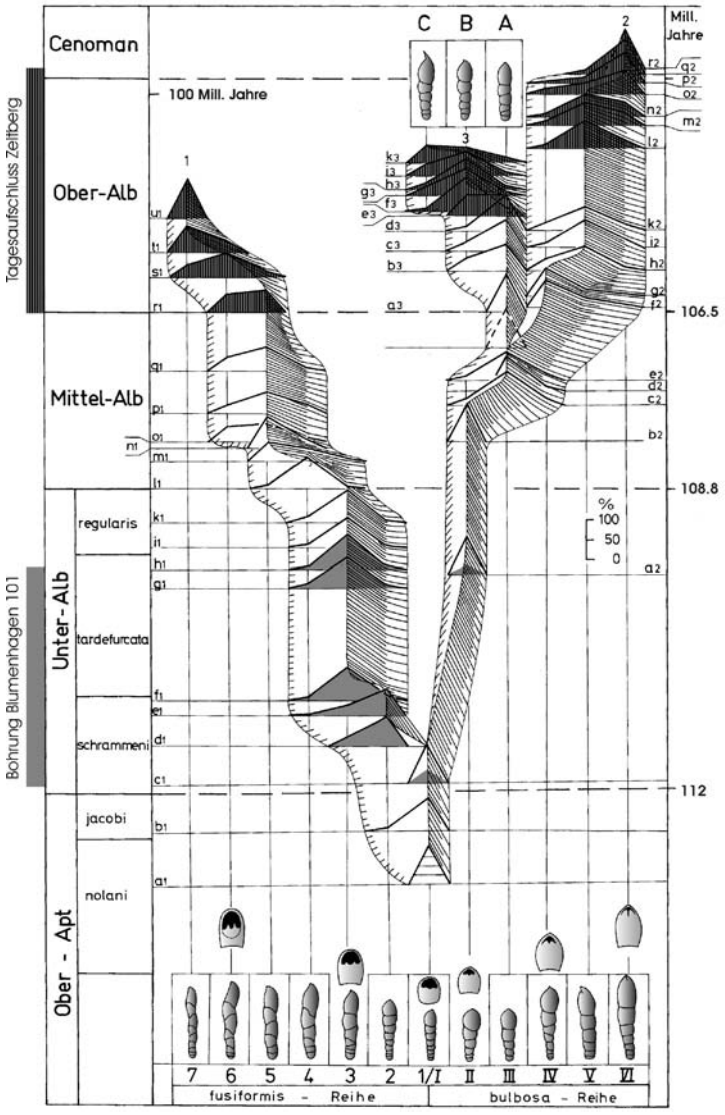

Abb. 10: Evolution von *Pleurostomella* anhand von Morphotypen in der höheren Älteren Kreide Nordwestdeutschlands (aus BETTENSTAEDT & SPIEGLER 1982, verändert).

3. Punktuelles Gleichgewicht

Dieses Modell der Artenstehung wurde von den Paläontologen ELDREDGE & GOULD (1972) als Gegensatz zum phyletischen Gradualismus eingeführt (Abb. 9). Als Grundlage dient die Annahme, dass eine Art über ein geographisches Areal in Subpopulationen mit unterschiedlichem Genotypenbestand aufgeteilt ist. Im Zentrum des Verbreitungsgebietes sind die Migrationskanäle breit und es kommt zum Genaustausch, was eine Tendenz der Genotypenfrequenzen in Richtung des Hardy-Weinberg Gleichgewichts bewirkt. Zu den Rändern des Verbreitungsgebietes hin werden die Migrationskanäle immer enger, wobei auch die Dichten in den Subpopulationen abnehmen. Dies führt hier zu einer zufälligen Anreicherung von Genotypen durch die Genetische Drift (**Gründer Effekt**; MAYR 1963). Gelangen diese Subpopulationen in eine andere adaptive Landschaft, z. B. benachbarte geographische Areale, und besitzt eine solche Population zufällig jene Genotypen, die für diese neue Landschaft günstig sind, dann erfolgt eine Reorganisation jener Allele, die in einem funktionellen Zusammenhang stehen (**Koadaptation**), und es vergrößert sich die Population mit Hilfe der stabilisierenden Selektion (**Genetische Revolution**; MAYR 1963). Da die Genetische Drift als der dominierende Faktor in kleinen Populationen wirkt, umfasst sie nur wenige Generationen (siehe oben) und ist in geologischen Zeiträumen überhaupt nicht zu erfassen. Daher wird dieser Prozess als punktuelles Ereignis beschrieben und lässt sich auch paläontologisch, bei noch so hoher zeitlicher Auflösung, nicht belegen. Ändern sich die Umweltbedingungen der Stammart dermaßen, dass die punktuell entstandene Tochterart besser adapatiert ist, dann verdrängt sie die Mutterart gleichfalls in geologisch extrem kurzen Zeiträumen (innerhalb einer oder nur weniger Generationen). Ein Indiz für diese Form der Artbildung ist dann gegeben, wenn in einem Profil mit kontinuierlicher Sedimentation und gleicher Sedimentationsrate eine sich in Stasis befindende Art plötzlich durch eine nahe verwandte Art, ohne Übergangsformen, ersetzt wird (Abb. 9).

Dieses Modell verlangt somit eine Gliederung der Populationsareale, wie sie besonders in den terrestrischen und fluviatil-lakustrinen Bereichen der Kontinente, aber auch für benthische Organismen in den marginalen Arealen der Ozeane oder in epikontinentalen Randmeeren mit ihren Aufteilungen in unterschiedliche Becken anzutreffen ist.

In der Mikropaläontologie lassen sich nur wenige Belege für diese Form der Artbildung finden, da phylogenetische Untersuchungen an benthischen Organismen in Epikontinentalbereichen seit den Arbeiten der Gruppe um BETTENSTAEDT fehlen. Bei genauerer Analy-

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

se der Arbeiten dieser Gruppe, worin auch die neuesten Vertreter der Makroevolution Belege für den phyletischen Gradualismus sehen (vgl. LEVINTON 2001), zeigt es sich, dass die dort aufgestellten phylogenetischen Reihen aus einer Summe von Bohrungen und Proben datieren, die über einen weiten Bereich mit vielen einzelnen Becken verstreut sind. Schon GRABERT (1959) hat in ihrem oft zitierten Werk auf Populationsverschiebungen der verschiedenen Arten zwischen den einzelnen Beckenbereichen hingewiesen, was auch BETTENSTAEDT & SPIEGLER (1975) bei Untersuchungen der Foraminifere *Bolivinoides strigillatus* aus der Oberkreide darlegen.

Als Beispiel für ein mögliches punktuelles Gleichgewicht soll hier die Arbeit von BETTENSTAEDT & SPIEGLER (1982) über die benthische Foraminifere *Pleurostomella* in der Unterkreide Nordwestdeutschlands genauer analysiert werden (Abb. 10). Es wurden Bohrungen und Tagesaufschlüsse aus der Unterkreide (Jüngeres Apt bis Jüngstes Alb) im Niedersächsischen Becken untersucht, wobei das östliche Braunschweiger Becken durch eine Schwelle vom westlichen Emser Becken getrennt ist, während außerhalb dieser Beckenzentren (südlich von Hamburg) ein Tagesaufschluss gelegen ist. Nur eine Kernbohrung im Braunschweiger Becken und der Tagesaufschluss lieferten kontinuierliche Profile und konnten somit als kontinuierliche Sedimentationsräume angesehen werden. Als morphologische Variable wurden qualitative Klasseneinteilungen in Morphotypen durchgeführt und deren Häufigkeiten bestimmt. BETTENSTAEDT & SPIEGLER (1982) setzten die einzelnen Häufigkeitskurven auf 100 %, was dann in schönen, graduellen Änderungen und Abspaltungen resultierte (Abb. 8). Errechnet man aber die absoluten Häufigkeiten für die beiden kompletten Profile, dann ergibt sich ein Bild, wie es für punkuelles Gleichgewicht gefordert wird.

Die Proben aus der Bohrung Blumenhagen beginnen an der Basis des Älteren Alb (~ –111,8 Ma), wo die im Jüngeren Apt gleichbleibende *Pleurostomella prima* in geringer Zahl vorhanden ist. Bis –111,0 Ma ist nach einem punktuellen Wechsel ein leichter phyletischer Gradualismus festzustellen, der ab diesem Zeitpunkt bis zum Ende des Älteren Alb (–108,8 Ma) eine Stasis aufweist. Diese Art wurde *Pleurostomella subfusiformis* benannt. Allein in einer Probe aus diesem Zeitabschnitt tritt ein anderer Morphotyp in extrem geringer Zahl auf, der gleichfalls von der ursprünglichen *Pleurostomella prima* abstammt, jedoch die entgegengesetzte Evolutionstendenz charakterisiert (Abb. 10). Diese Art, sichtlich durch die Genetische Drift entstanden, wofür auch das extrem seltene Auftreten in anderen Proben des Älteren Alb spricht, wurde *Pleurostomella praebulbosa* genannt.

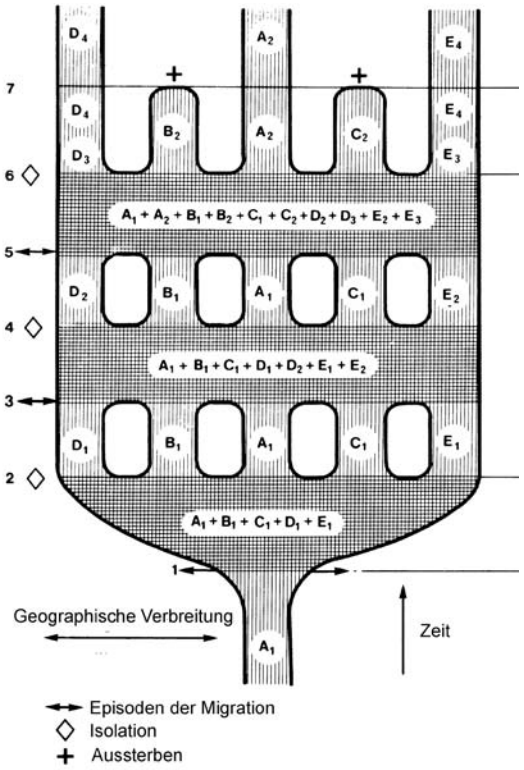

Abb. 11: Speziation nach dem Modell der Netzförmigen Artbildung: In der Zeitebene 1 erfolgt eine eruptive Ausbreitung über ein breites Areal. Zwischen den Zeitebenen 2 und 6 alternieren Separation, Isolation und Hybridisierung und die Art wird polytypisch. Ab der Zeitebene 7 erlöschen einige Subpopulationen durch geänderteUmweltbedingungen und zwischen den überlebenden Populationen treten keine Hybridisierungen auf (aus SILVESTER-BRADLEY 1977).

Ein noch besserer Beleg für das punktuelle Gleichgewicht liefert der Tagesaufschluss Zeltberg südlich von Hamburg, der das gesamte Jüngere Alb (–106,5 bis –99,6 Ma) umfasst. Mit Beginn des Jüngeren Alb ist ein gradueller Trend von *Pleurostomella fusiformis*, die sich im Mittleren Alb möglicherweise durch punktuellen Gradualismus aus *Pleurostomella subfusiformis* entwickelte, zu den höchst evolierten Formen dieser Gattung, *Pleurostomella gracilis*, festzustellen. Nach einer kurzen Stasis wurde diese Art jedoch abrupt durch eine andere Art mit einem langen Enddorn ersetzt, die sich aus dem Zweig der *Pleurostomella praebulbosa* ableitete. Diese Formen blieben bis in das letzte Drittel des Jüngeren Alb konstant und wurden dann gleichfalls abrupt durch die höchst entwickelten Formen der *Pleurostomella bulbosa* ersetzt. Letztere verweilte bis knapp vor der Alb/Cenoman-Grenze im Gleichgewicht, wo sich durch punktuellen Gradualismus die letzte Art, *Pleurostomella elongata*, entwickelte. Diese drei Schnitte im Profil Zeltberg sind somit ein guter Beleg für das Modell des punktuellen Gleichgewichtes, noch dazu, wo sich die Entwicklung der drei Arten im mittleren Alb durch die Kombination von Proben aus mehreren Bereichen erahnen lässt (Abb. 10).

4. Netzförmige Artbildung

Dieses Modell der Artenstehung wurde von einem Mikropaläontologen entwickelt (SYLVESTER-BRADLEY 1977) und unabhängig davon, aber wesentlich später, von einem Korallenspezialisten neu „entworfen“, der

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

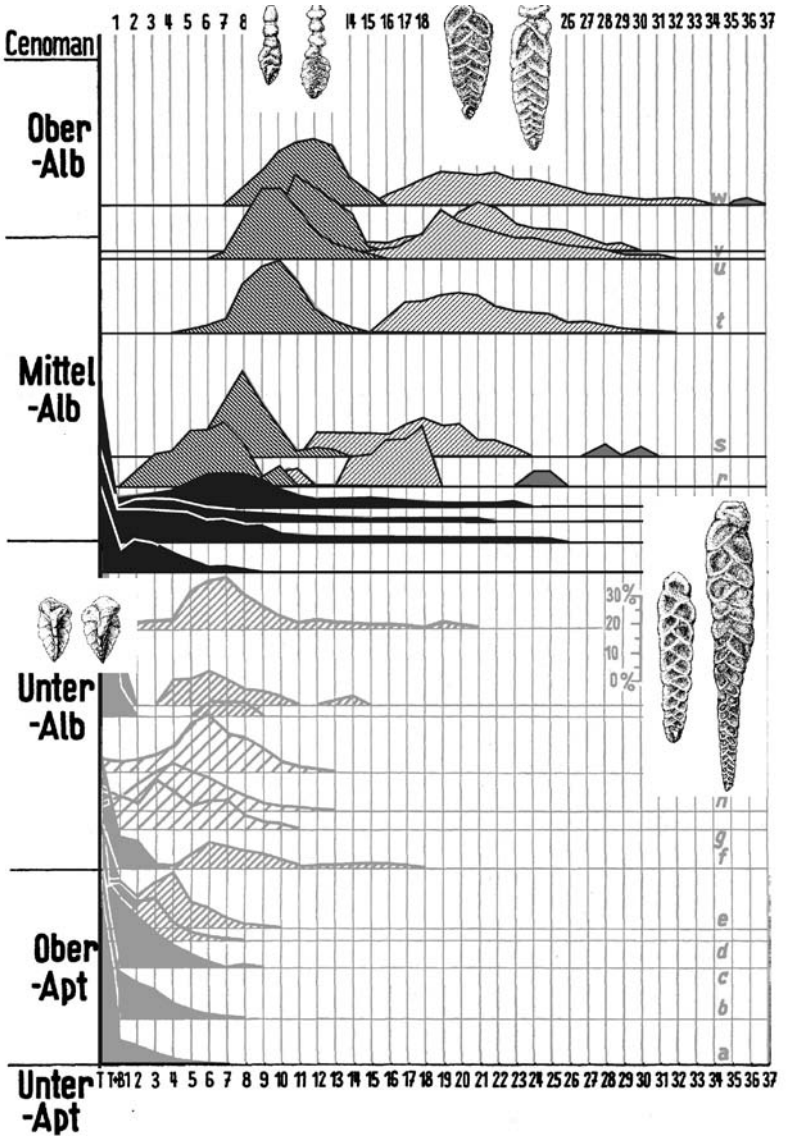

Abb. 12: Variationskurven von *Gaudryina* und *Spiroplectinata* der Abb. 1 im Bereich vom Älteren bis zu Jüngeren Alb. Aus der *Gaudryina dividens*-Stammlinie (rein triserial) zweigte im höchsten Älteren Alb eine *Spiroplectinata* Gruppe mit breiter Variation ab, woraus sich im tieferen Mittleren Alb schlagartig die drei Arten *Spiroplectinata annectens*, *Sp. complanata* und *Sp. bettenstaedti* entwickelten, wobei die Mutterart *Gaudryina dividens* unmittelbar nach der Basis des Mittleren Alb erlosch (aus Grabert 1959, verändert).

damit die Artenbildung und Verbreitung rezenter Scleractinia zu erklären versucht (Veron 1995). Das reticulate Modell geht, ähnlich dem Modell des punktuellen Gleichgewichtes, davon aus, dass eine Art in zahlreiche Subpopulationen gegliedert ist, zwischen denen Migrationskanäle bestehen (Abb. 11). Der Unterschied zum vorigen Modell besteht jedoch darin, dass die Migrationskanäle zwischen allen Subpopulationen relativ eng sind, der Genfluss somit auch im Zentrum des Verbreitungsgebiets stark eingeschränkt ist. Dies führt zu einer zufälligen Aufteilung der Genotypen, wobei bestimmte Genotypen durch Drift und Selektion, je nach Größe der Subpopulation, angereichert werden. Die Enge der Migrationskanäle verhindert ein Hardy-Weinberg Gleichgewicht durch Migration, und es können sich Reproduktionsbarrieren zwischen einzelnen Subpopulationen bilden, wobei aber Konnexe über andere Subpopulationen erhalten bleiben können (z. B. Ring-Arten), bzw. Hybridisierungen aufscheinen. Beginnen sich die Umweltsbedingungen für die einzelnen Subpopulationen erheblich zu ändern, wird jede dieser Populationen trachten, einem adaptiven Gipfel zuzustreben, auf dem sie dann in der weitern Folge bei konstanten Bedingungen in Stasis verharren (Abb. 11). Das Resultat ist dann das punktuelle Erscheinen mehrerer Arten aus einer homogenen Verteilung.

Mikropaläontologische Belege für diese Form der Artbildung sind nur schwer zu finden, da sie, ähnlich dem punktuellen Gleichgewicht, ein stark gegliedertes Verbreitungsareal mit unterschiedlichen Umweltbedingungen voraussetzen. Dies würde eine netzförmige Beprobung innerhalb eines bestimmten Bereiches und Zeitabschnittes erfordern, wie es früher nur bei Erdölbohrungen in Bereichen ehemaliger epikontinentaler Meere möglich war. Gerade die grundlegenden Untersuchungen von Grabert (1959) an der *Gaudryina-Spiroplectinata* Reihe (Abb. 1) aus dem nordwestdeutschen Apt und Alb lässt sich aber am besten mit der netzförmigen Artbildung erklären. Als Merkmal wurde bei dieser Modelluntersuchung ein einzelnes Merkmal, die Anzahl der biserialen Kammerreihen nach einem triserialen Anfangsstadium, genommen. Insbesondere die Abspaltung von *Spiroplectinata*-Formen aus der in Stasis verharrenden *Gaudryina*-Reihe an der Grenze vom Älteren zum Mittleren Alb (–108,8 Ma) zeigt eine große, homogene Variationsbreite, wo sich keine Differenzierung in morphologische Gruppen erkennen lässt. Innerhalb eines Zeitraumes von 400.000 Jahren verschob sich diese breite, homogene Variation leicht in Richtung zu Typen mit höherer Zahl an biserialen Kammern, um dann – fast schlagartig – in drei in sich homogene Verteilungen (*Spiroplectinata annectens*, *Sp. complanata* und *Sp. bettenstaedti*) zu zerfallen (Abb. 12). Bis hin zum basalen Jüngeren Alb (–106 Ma) zeigt jede dieser Gruppen den selben Änderungsgrad, so dass man von paralleler Anagenese sprechen kann. Betrachtet man die gesamte Morphologie der drei Arten und bezieht sich nicht nur auf ein Merkmal, lässt sich eine stärkere Differenzierung zwischen den Arten erkennen, was ein noch deutlicherer Hinweis auf die netzförmige Artbildung ist. Eine Neubearbeitung dieses Materials mit komplexeren morphometrischen Methoden sollte eine Verdeutlichung der Artbildungsprozesse bringen.

Anhand der oben angeführten Beispiele zeigt sich, dass es keine streng getrennten Modelle der Artbildung

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

gibt, sondern dass es von der Strukturierung des Verbreitungsareals von Subpopulationen abhängt, welches dieser Modelle dominiert, wobei Übergangsformen zwischen allen Modellen existieren. Trotzdem lassen sich mikropaläontologische Belege für jedes Modell der Artbildung finden, die unumstößliche Belege für die komplexen Vorgänge der Evolution und Phylogenese liefern.

Zusammenfassung

In einer Probe eines geologischen Profils oder einer Bohrung in marinen Sedimenten und Sedimentgesteinen sind Mikrofossilien oft in hoher Zahl anzutreffen, so dass sich Häufigkeitsfunktionen von Arten erstellen lassen. Solche „Fossilpopulationen" können mit Populationen gleichgesetzt werden, die mehrere Generationen innerhalb eines kurzen geologischen Zeitabschnittes beinhalten. Aus diesem Grund lassen sich populationsgenetische Verfahren, insbesondere Methoden der Quantitativen Genetik, auch bei fossilen Organismen anwenden. Probennahmen in Profilen oder Bohrungen mit kontinuierlicher Sedimentation, die in geringen Abständen genommen werden, ermöglichen eine Erfassung des Wandels von Fossilpopulationen im Laufe der Erdgeschichte. Dieser Wandel lässt sich durch die Evolutionsmechanismen Selektion, Migration und Genetische Drift erklären. Da die Profile bis zu einige Millionen Jahre umfassen können, lassen sich Artbildungsprozesse, die meist in geologischen Zeiträumen stattfinden, nachvollziehen und ermöglichen die Überprüfung der Speziationsmodelle „Phyletischer Gradualismus", „Punktuelles Gleichgewicht", „Punktueller Gradualismus" und „Netzförmige Artbildung". Die populationsgenetische Interpretation von Entwicklungslinien fossiler Mikroorganismen zeigt, dass die Struktur einer Population, ihre Aufteilung in Subpopulationen und deren Grössen zusammen mit der Möglichkeit zur Migration bestimmt, welche der Evolutionsfaktoren – abgesehen von der Mutation – beim Artbildungsprozess wirken. Anhand der Mikropaläontologie kann gezeigt werden, dass es kein ausschliessliches Modell der Artbildung gibt, sondern dass alle Modelle Gültigkeit besitzen, wobei die Umweltsbedingungen und der Aufteilungsgrad einer Population bestimmen, welches Modell bei der Entstehung von Arten Gültigkeit besitzt.

Literatur

ALBERS J. (1952): Taxonomie und Entstehung einiger Arten von *Vaginulina* d'Orb. aus dem Barrême bei Hannover (Foram.). — Mitt. geol. Staatsinst. Hamburg **21**: 1-75.

BETTENSTAEDT F. (1952): Stratigraphisch wichtige Foraminiferen-Arten aus dem Barrême vorwiegend Nordwest-Deutschlands. — Senckenbergiana **33**: 1-263.

BETTENSTAEDT F. (1958): Phylogenetische Beobachtungen in der Mikropaläontologie. — Paläont. Z. **32**: 115-140.

BETTENSTAEDT F. & D. SPIEGLER (1975): Populationsgenetische Untersuchungen an *Bolivinoides strigillatus* (Foram.) aus dem Ober-Santon und Unter-Campan im Raum Misburg-Lehrte östlich Hannover. — Ber. Naturhist. Ges. Hannover **119**: 221-233.

BETTENSTAEDT F. & D. SPIEGLER (1982): *Pleurostomella* (Foram.) in der Unterkreide Norwestdeutschlands. — Geol. Jb. **A 65**: 445-479.

BOOKSTEIN F.L. (1978): The Measurement of Biological Shape and Shape Change. Lecture Notes in Biomathematics 24. — Springer Verlag, Berlin: 1-191.

BULMER M.G. (1980): The Mathematical Theory of Quantitative Genetics. — Clarendon Press, Oxford, UK: 1-255.

CROW J.F. & M. KIMURA (1970): An Introduction to Population Genetics Theory. — Harper & Row, New York: 1-591.

DARWIN C. (1859): The Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life. — Modern Library, New York, NY: 1-659.

DOBZHANSKY T. (1937): Genetics and the Origin of Species. — Columbia University Press, New York, NY: 1-446.

ELDREDGE N. & S.J. GOULD (1972): Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism. — In: SCHOPF H.T.M. (Ed.), Models in Paleobiology. Freeman, Cooper and Company, San Francisco, CA: 82-115.

FISHER R.A. (1930): The Genetical Theory of Natural Selection. — Clarendon Press, Oxford, UK: 1-318.

FUTUYMA D.J. (1998): Evolutionary Biology (3rd Edition). — Sinauer Associates, Sunderland, MA: 1-763.

GOLDSCHMIDT R. (1933): Some aspects of evolution. — Science **78**: 539-547.

GOLDSCHMIDT R. (1940): The Material Basis for Evolution. — Yale University Press, New Haven, CT: 1-463.

GRABERT B. (1959): Phylogenetische Untersuchungen an *Gaudryina* und *Spiroplectinata* (Foram.), besonders aus dem nordwestdeutschen Apt und Alb. — Abh. senckenb. naturf. Ges. **498**: 1-71.

HALDANE J.B.S. (1932): The Forces of Evolution. — Longmans Green & Co, London & New York: 1-234.

HARTL D.L. (1980): Principles of Population Genetics. — Sinauer Associates, Sunderland, MA: 1-488.

HARTL D.L. (2000): A Primer of Population Genetics (2nd Edition). — Sinauer Associates, Sunderland, MA: 1-221.

HUXLEY J.S. (1940): Evolution: The Modern Synthesis. — Allen & Unwin, London, UK: 1-646.

JEPSEN G.L., MAYR, E. & G.G. SIMPSON (1949): Genetics, Paleontology, and Evolution. — Princeton University Press, Princeton, NJ: 1-474.

KENNETT J.P. (1976): Phenotypic variation in some Recent and late Cenozoic planktonic foraminifera. — In: HEDLEY R.H. &

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

C.G. ADAMS (Eds), Foraminifera, Vol. **2**. Academic Press, London: 111-170.

KIMURA M. (1955): Solution of a process of random genetic drift with a continuous model. — Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. **41**: 144-150.

KNOLL U. (1979): Evolution. — J.B. Metzler, Stuttgart: 1-304.

KORNET D.J. (1993): Permanent splits as speciation events: A formal reconstruction of the internodal species concept. — J. Theor. Biol. **164**: 407-435.

KUCERA M. & B.A. MALMGREN (1998): Differences between evolution of mean form and evolution of new morphotypes: an example from the Late Cretaceous planktonic foraminifera. — Paleobiology **24**: 49-63.

LAZARUS D. (1986): Tempo and mode of morphologic evolution near the origin of the radioalrian lineage *Pterocanium prismaticum*. — Paleobiology **12**: 175-189.

LAZARUS D., HILBRECHT H., SPENCER-CERVATO C. & H. THIERSTEIN (1995): Sympatric speciation and phyletic change in *Globorotalia truncatulinoides*. — Paleobiology **21**: 28-51.

LEVINTON J.S. (2001): Genetics, Paleontology and Macroevolution (2nd Edition). — Cambridge University Press, Cambridge, UK: 1-617.

LOHMANN G.P. (1983): Eigenshape analysis of microfossils: a general morphometric procedure for describing changes in shape. — J. Int. Assoc. Math. Geol. **15**: 659-672.

MALMGREN B.A. & W.A. BERGGREN (1987): Evolutionary changes in some Late Neogene planktonic foraminiferal lineages and their relationship to paleoceanographic changes. — Paleoceanography **2**: 445-456.

MALMGREN B.A. & J.P. KENNETT (1981): Phyletic gradualism in a Late Cenozoic planktonic foraminiferal lineage; DSDP Site 284, southwest Pacific. — Paleobiology **74**: 230-240.

MALMGREN B.A., BERGGREN W.A. & G.P. LOHMANN (1983): Evidence of punctuated gradualism in the late Neogene *Globorotalia tumida* lineage of planktonic foraminifera. — Paleobiology **9**: 377-389.

MARTIN R.E. (1999): Taphonomy and temporal resolution of foraminiferal assemblages. — In: SEN GUPTA B.K. (Ed.), Modern Foraminifera. — Kluver Academic Publishers, Dordrecht: 281-298.

MAYR E. (1942): Systematics and the Origin of Species. — Columbia University Press, New York, NY: 1-334.

MAYR E. (1963): Animal Species and Evolution. — Harvard University Press, Cambridge, MA: 1-797.

MAYR E. & P.D. ASHLOCK (1991): Principles of Systematic Zoology (3rd Edition). — McGraw-Hill, New York: 1-475.

RENSCH B. (1947): Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution. — Enke Verlag, Stuttgart: 1-407.

SCHINDEWOLF O.H. (1950): Grundfragen der Paläontologie. — Schweizerbart, Stuttgart: 1-506.

SEIBOLD E. & W.H. BERGER (1993): The Sea Floor. An Introduction to Marine Geology. — Springer Verlag, Berlin: 1-356.

SILVESTER-BRADLEY P.C. (1977): Biostratigraphical Tests of Evolutionary Theory. — In: KAUFFMAN E.G. & J.E. HAZEL (Eds), Concepts and Methods in Biostratigraphy. Dowden, Hutchinson & Ross, Stroudburg, PA: 41-63.

SIMPSON G.G. (1944): Tempo and Mode in Evolution. — Columbia University Press, New York, NY: 1-237.

SOLBRIG O.T. & D.J. SOLBRIG (1979): The Introduction to Population Biology and Evolution. — Addison-Wesley Publishing Company, Reading, MA: 1-468.

STANLEY S.M. (1979): Macroevolution: Pattern and Process. — W.H. Freeman, San Francisco, CA: 1-332.

VERON J.E.N. (1995): Corals in Space and Time. The Biogeography & Evolution of the Scleractinia. — Comstock/Cornell, Ithaca, NY: 1-321.

WEBER E. (1978): Mathematische Grundlagen der Genetik (2. Auflage). — Fischer Verlag, Jena: 1-515.

WEI K.-Y. (1994a): Stratophenetic tracing of phylogeny using SIMCA pattern recognition technique: a case study of the late Neogene planktic foraminifera *Globoconella* clade. — Paleobiology **20**: 52-65.

WEI K.-Y. (1994b): Allometric heterochrony in the Plio-Pleistocene planktic foraminiferal clade *Globoconella*. — Paleobiology **20**: 66-84.

WEI K.-Y. & J.P. KENNETT (1988): Phyletic gradualism and punctuated equilibrium in the late Neogene planktonic foraminiferal clade *Globoconella*. — Paleobiology **14**: 345-363.

WILLMANN R. (1985): Die Art in Raum und Zeit. — Parey, Berlin: 1-207.

WRIGHT S. (1932): The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding and selection in evolution. — Proc. 6th Int. Congr. Genet. **1**: 356-366.

WRIGHT S. (1967): „Surfaces" of selective value. — Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. **58**: 165-172.

ZAR J.E. (1999): Biostatistical Analysis (4th Edition). — Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ: 1-663.

Anschrift des Verfassers:

Univ.-Prof. Dr. Johann HOHENEGGER
Department für Paläontologie
Universität Wien
Althanstraße 14
1090 Wien
Austria
E-Mail: johann.hohenegger@univie.ac.at